

# Die Sekrethaare der Iresine

Von

**Ernst Küster**

korr. Mitglied d. Akad. d. Wiss.

(Mit 8 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Mai 1940)

Die Haare der Amarantazeen sind bereits wiederholt Gegenstand der wissenschaftlichen Beschreibung gewesen (Nemnich 1894; Solereder 1899, 736; 1908, 263). Die unverzweigten mehrzelligen Haare, die die Blätter von Iresine und Achymenes bedecken, sind morphologisch nicht sonderlich auffallend, werden aber für den Zytologen bemerkenswert durch ihre „schlauchförmigen einzelligen Köpfchen“, auf deren Sekretinhalt ich mit den folgenden Zeilen die Aufmerksamkeit lenken darf.

Zur Untersuchung kamen *Iresine Lindenii*, *Iresine Bie-mülleri* und *Achyranthes aurea*. Besonders die an den rotblättrigen Iresinen gesammelten Erfahrungen liegen den nachfolgenden Mitteilungen zugrunde.

Die Sekretzellen der Haare sind im allgemeinen 200 bis 260, seltener bis 280  $\mu$  lang, an der Spitze verjüngt; in der Mitte erreichen sie ihre größte Breite (30 bis 40  $\mu$ ). Selten besteht das Köpfchen aus zwei ungleich-, häufiger gleichlangen Zellen, die zusammen ungefähr die soeben für den einzelligen Kopf angegebene Länge erreichen. Getragen wird es von 3 bis 7 Zellen, die ungefähr so lang wie breit sind. Die Membran ist glatt (vgl. Solereder, a. a. O.). Ebenso häufig wie diejenigen, deren lange Spitzenzelle mit Sekret erfüllt ist, sind ähnlich gebaute sekretfreie Haare und solche, deren oberste 2 bis 3 Zellen zusammengenommen an Länge den soeben beschriebenen einzelligen Sekretköpfen gleichkommen, und die durch ihre dicke, gequollene, deutlich geschichtete Außenwand auffallen; der Inhalt gleicht dem der Fußzellen — wiederholt fiel mir ihr Reichtum an Chloroplasten auf. Sehr selten sind gabelig verzweigte Haare, deren Köpfchen histologisch verschiedenartig — mit oder ohne Sekret — ausgebildet sein können.

Im folgenden werden wir nur über die Sekrethaare und ihren Inhalt zu berichten haben.

Schwierigkeiten macht die Erforschung des Zellinhalts der Köpfchen, so lange es sich um farblose Haare handelt; sie wird

erleichtert durch das Studium derjenigen Köpfchenzellen, deren Inhalt durch Anthocyan gefärbt wird. An solchen sieht man den Zellsafrum oftmals wie eine schmale gradlinig verlaufende oder rinnsalähnlich hin und her gebogene rote Mine der Länge nach die Zelle durchziehen, in anderen Fällen als ansehnlich breiten Kanal etwa ein Viertel der Zellenbreite oder mehr in Anspruch nehmen. In der Mitte der Zelle liegt zuweilen eine breite Plasmabrücke, die den roten Zellsafrum in zwei Teile zerlegt. Im übrigen wird das Lumen von einer gelblichen Masse erfüllt, die der Wand folgt. Diese Anlagerungen begleiten die Außenwand von der Spitze fast

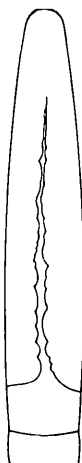


Fig. 1.



Fig. 2.

bis zur Querwand und lassen eine basale Ringzone der Wand frei (vgl. Fig. 1); die Querwand selbst erscheint niemals von innen belegt. Wenn zwei Zellen zur Sekretbildung schreiten (siehe oben), so kann in der unteren Zelle das Sekret auch die Querwand bedecken, die von seiten der oberen Zelle sekretfrei bleibt; ob die Bedeckung der Querwand in der unteren Zelle wirklich zu einer völligen Abschließung der oberen und ihres lebendigen Inhalts führt, mag dahingestellt bleiben.

Es entspricht den Bildern, die wir von vielen Membranverdickungen her kennen, wenn wir die Auflagerungsmasse nach unten hin sich zuschärfen und auskeilen sehen (Fig. 2). Die dem Lumen zugewandten Umrissse der Auflagerungen sind selten glatt,

meist buckelig, so daß das Aussehen einer Tropfenhäufung zustande kommt. Auch dann werden wir an die von den Membranverdickungen vieler Pflanzenzellen her bekannten Formen erinnert, wenn hie und da die aufgelagerten Massen als Ringwülste das Lumen der Zelle besonders stark verengen. Eine tüpfelähnliche Struktur wird zuweilen vorgetäuscht, wenn die Tropfenbuckel dicht aneinanderliegen, sich gegenseitig flachpressen, so daß kantige prismatische Formen und zwischen diesen wechselnd tief zur Wand hin führende „Tüpfelkanäle“ zustande kommen (vgl. Fig. 2).

Durch die sehr umfangreichen wandständigen Sekretmassen, welche die Zelle nicht verlassen, sondern dauernd in ihr eingeschlossen bleiben, wird der lebendige Inhalt immer weiter von der Membran abgetrennt und das Volumen des Inhalts mehr und mehr eingeschränkt. Ich habe geprüft, ob durch lokal geförderte ringähnliche Sekretablagerung ähnlich wie durch ebensolche Membranverdickung (vgl. Haberlandt, 1889) der Protoplast intravital in zwei Teilstücke zerlegt werden kann; Fälle dieser Art waren indessen nicht zu finden.

Der Bau der Iresinehaarzellen ruft den von Möbius (1897) für die Wachzellen von *Rhus* beschriebenen in Erinnerung: Zwischen Membran und Protoplasma liegt eine so dicke Sekretschicht, daß Membranverdickung und Steinzellenstruktur vorgetäuscht werden.

Die Anlagerungen sind meist klar, seltener fein granuliert. Zuweilen werden Haare beobachtet, in deren Sekret feine oder grobe Granula liegen, an deren kristallinischem Charakter die polarisationsoptische Untersuchung keinen Zweifel läßt. Diese Kriställchen liegen zuweilen an der Spitze der Zellen in deutlicher äquidistant zur Zellenoberfläche streichender Schicht.

Fast in allen Präparaten finden sich irgendwie geschädigte Sekrethaare, welche das Lumen ihrer Köpfchenzellen gleichmäßig mit kleinen Partikeln dicht erfüllt zeigen, die in lebhafter Brownscher Molekularbewegung sich befinden; sie sind unmeßbar klein und geben der Zelle ein trübes braunes Aussehen; wir werden später von diesen Emulsionen noch zu sprechen haben.

Folgende Reaktionen habe ich ausgeführt:

In kochendem Wasser fließt der Inhalt zu einem oder mehreren großen „Öltropfen“ zusammen.

In Alkohol-Äther wird der Inhalt der Haare völlig klar; er ist schwach gelblich und stark lichtbrechend. Nach Zusatz von Wasser werden große öltartige Tropfen im Lumen sichtbar;

in anderen Fällen schlägt sich dieselbe Masse auf der Membran nieder — man sieht ihre Schicht zusehends mächtiger werden und hie und da tüpfelähnliche Kanäle entstehen, von welchen viele alsbald wieder ausgeglichen werden. Diese ausgefallenen Massen bleiben entweder klar oder nehmen schon nach einigen Minuten körnige trübe Beschaffenheit an, wie sie oben auch für den Inhalt intakter Haarzellen zu beschreiben war; ich habe in Alkoholätherpräparaten auch Haare gefunden, deren Inhaltsmassen eine klare Rindenschicht und eine getrübe Innenmasse zeigten. Fig. 3 zeigt ein Haar, das bei Wasserzusatz geplatzt ist und den ölartigen Inhalt wie eine „Ranke“ austreten läßt. Behandelt man die nach Alkoholätherbehandlung entstandenen großen Tropfen mit Wasser, so wird ihre Substanz trübe, auch dann, wenn man die Haare zertrümmert und die Tropfen aus dem Lumen austreten läßt; die in der Zelle vorhandenen Stoffe sind also an dem Zustandekommen der Trübung nicht beteiligt. Nach längerem Verweilen in Wasser bilden manche der getriebenen Kugeln eine Oberflächenmembran, die nach erneutem Zusatz von Alkoholäther erhalten bleibt.

In konzentrierter kalter Schwefelsäure wird der Inhalt von der Basis des Haares her langsam völlig klar; bei Zusatz von Wasser entsteht in ihm eine schwache oder starke Trübung (feintropfiger Niederschlag).

Salzsäure: Setzt man die Haare unter dem Mikroskop Salzsäuredämpfen aus, so trübt sich der bisher klare Inhalt der Haare nach einigen Minuten; später werden die Granula beweglich (Brownsche Molekularbewegung). Austritt des Inhalts (vgl. Klein, 1929, 38) erfolgt nicht.

Kalilauge (20%): Beim Erwärmen der Präparate kontrahiert sich der Inhalt der Köpfchenzellen stark — zuerst an der Spitze, später an den Flanken trennt sich der Zellinhalt von der Wand; an der Basis der Haarzelle fällt die kantige Form auf, die die zylindrische Inhaltsmasse beibehält. Die Masse fließt zu kleinen, später großen Tropfen zusammen.

Ammoniak: Der Inhalt der Haare trübt sich, die Trübung verbreitet sich akropetal. Viele Haare platzen und entleeren große Mengen feinsten Granula, die ähnlich der bei Plasmoptyse vieler Zellen erscheinenden „Rauchfahne“ lange eine geformte Masse bilden oder sich im Beobachtungsmedium schnell zerstreuen.

Verseifung (konzentrierte Kalilauge+Ammoniak) ist nicht zu erzielen, auch nicht bei mehrtägiger Einwirkung des Reagenz. Der trübe Inhalt ist in manchen Haaren noch nach 14 Tagen erhalten; in anderen schwindet er schon nach kurzer Einwirkungsdauer.

Über den chemischen Charakter der wandständigen Massen läßt sich nach dem hier Mitgeteilten nur wenig aussagen. Deutliche Fettreaktion (Osmiumsäure) ließ sich nicht erzielen; die nach Klein angewandte Reaktion auf ätherische Öle gab negative Resultate; Gerbstoff ließ sich nicht nachweisen. —

Besonderes Interesse beanspruchen die Sekretmassen um der Struktur wegen, die sie annehmen können.

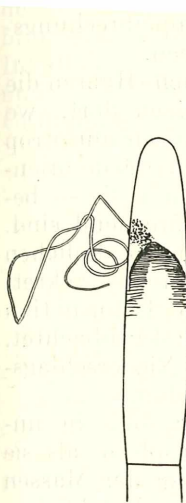


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

Es ist bei der Form des Zellinhalts und seiner starken Häufung nicht immer leicht, sich über die optischen Eigenschaften des Objekts Rechenschaft zu geben; die Haare und ihren Inhalt zu zerstückeln ist aber nicht zulässig — wie wir später hören werden.

Herr Prof. W. I. Schmidt, Gießen, hatte wiederholt die Güte, mich bei der polarisationsoptischen Untersuchung der Sekretmassen zu unterstützen; für die Belehrungen, die mir seine Bemühungen und die Benutzung seiner optischen Hilfsmittel gebracht haben, danke ich ihm herzlich.

Neben Haaren, deren Inhalt sich nach seinen optischen Eigenschaften schwer beurteilen läßt, finden sich solche, deren Sekretmassen zwischen gekreuzten Nikols deutlich doppeltbrechende Granula in großer Zahl erkennen lassen. Die Größe der Granula wechselt — sie kann ins Submikroskopische absinken,

so daß dann der sekreterfüllte Raum zwischen gekreuzten Nikols einer milchigweiß schimmernden Masse gleicht, die unter allen Azimuten dasselbe Bild zeigt. Zu betonen ist, daß sich diese Mitteilungen auf lebendige intakte Haare beziehen, deren anthozyanroter Zellsaft noch erhalten und deutlich erkennbar ist. Bei grob disperser Verteilung der kristallinen Substanz kann man leicht feststellen, daß die Granula ruhen und keine Brownsche Molekularbewegung ausführen; wir folgern, daß das Medium, in dem sie verteilt liegen, fest oder sehr zähe ist; Doppelbrechungsvermögen ist für diese Substanz nicht nachzuweisen.

Man erkennt aber weiterhin, daß in manchen Haaren die tropfen- oder schollenartig abgelagerten Sekretmassen dort, wo sie in Profilstellung untersucht werden können, optisch anisotrop sind; ihre optische Achse ist senkrecht zur Zelloberfläche orientiert. Herr Prof. Dr. W. I. Schmidt stellte fest, daß sie — bezogen auf den Radius der Zelle — positiv doppelbrechend sind.

Unsere Annahme, daß die tropfen- oder schollenähnlichen Ablagerungen fest sind, wird durch das Verhalten der Sekretmassen unter mechanischem Druck bestätigt; eine Deformation oder ein Zusammenfließen nach Tropfenart wurde nicht beobachtet. Zuweilen hatte ich den Eindruck, daß vorher klare Niederschlagsmassen durch mechanischen Druck granuliert werden.

Die granulierten Massen gleichen denjenigen, die in unbehandelten Haaren oftmals sichtbar sind, auch insofern, als sie keine Molekularbewegungen ausführen. Die Trübung der Massen bleibt zunächst ohne Einfluß auf ihre Form; insbesondere bleiben ihre inneren (dem Zellenlumen zugewandten) Konturen unverändert. Verfolgt man die fortschreitende Trübung unter dem Mikroskop, so fühlt man sich an das Bild erinnert, das erstarrende Schmelzen gewähren.

Läßt der mechanische Druck nach, so bleibt die körnige Struktur erhalten; verstärkt man ihn, so geht die bisher gewahrte Form der Ablagerungen verloren. Plasma- und zellsafterfüllte Räume und wandständige Ablagerungen sind nicht mehr zu unterscheiden; das ganze Lumen der Haarzelle ist von einer feinen Suspension erfüllt, deren Partikeln sich nunmehr in lebhafter Brownscher Molekularbewegung befinden. Die Granula sind unmeßbar klein. Zwischen gekreuzten Nikols erscheinen die mit molekularbewegten Granulis erfüllten Haarzellen entweder gleichmäßig hell in einem Licht, das bei Drehung des Objektes nicht auslöscht, oder die Granula sind so groß, daß man sie als Individuen deutlich wahrnehmen kann und zwischen gekreuzten Nikols abwechselnd aufleuchten und wieder verlöschen sieht.

Dieselben Trübungen lassen sich durch mechanische Zerstörung der Haare hervorrufen: Im Augenblick entsteht die Suspension, und wird ein Teil von ihr durch die der Membran beigebrachte Wunde nach außen entleert. Hie und da trifft man auch Haare, deren Zellinhalt sich zum Teil in Suspensionen verwandelt, zum Teil seine ursprüngliche Formung zunächst noch beibehalten hat. Fig. 4 stellt die Veränderungen dar, die durch Plasmolyse der Haare (n.  $\text{KNO}_3$ ) sich hervorrufen lassen: Membran und Membranbelag sind in der Figur schwarz ausgefüllt; der plasmatische Inhalt hat sich von diesem abgehoben; der zwischen Protoplast und Membranbelag liegende Raum ist mit molekularbewegten Granulis erfüllt; die Mächtigkeit des Wandbelags hat seit Eintritt



Fig. 6a



Fig. 6b.

der Plasmolyse stark abgenommen; in den weiteren Stadien der durch das Plasmolyticum bewirkten Veränderungen schmilzt der Wandbelag mehr und mehr ab.

Dieselbe Emulgierung des Inhalts läßt sich durch chemische Beeinflussung hervorrufen — z. B. durch Behandlung mit Ammoniak: Die Haare werden früher oder später trübe und schwärzlich; ihr Inhalt verwandelt sich schließlich in die feine Suspension. Zunächst liegen die Niederschlagspartikeln in der noch geformten wandständigen Masse; manche von ihnen werden ansehnlich groß, so daß man den Eindruck gewinnt, daß kleinste Kristalle mit ihnen vorliegen; die polarisationsoptische Untersuchung bestätigt diesen Eindruck durch ihre Anisotropie. Wo sich das ganze Lumen mit besonders feiner Emulsion füllt, sind solche doppelbrechende Niederschlagsindividuen nicht mehr mit Sicherheit zu erkennen, sondern nur der milchigweiße Schimmer zu konstatieren, von dem soeben die Rede war. Nach Ammoniakbehandlung sind mir gelegentlich Haare aufgefallen, deren Zellen

in den äußersten Schichten ihres Inhalts ruhende, als Individuen deutlich wahrnehmbare Niederschlagspartikeln enthielten, während ihr Inneres die Niederschlagssubstanz in anscheinend besonders fein disperser Form enthielt; man konnte hier nicht mehr von dem Eindruck einer Trübung oder dem Bilde einer Emulsion sprechen, sondern gewann beim Mikroskopieren nur den Eindruck eines „Skotomflimmerns“, der wohl unverständlich geblieben wäre, wenn nicht andere ähnliche Präparate alle Übergänge zu grober Dispersion gezeigt hätten.

Die Ausfällungen, die in den mit Alkoholäther, später mit Wasser behandelten Zellen erscheinen, geben diesen zunächst eine ähnliche Schwärzung, wie sie an den soeben beschriebenen Präparaten auftritt ( $2 \times 24$  Stunden Alkoholäther); so lange die Suspension den Zellinhalt trübt, gibt dieser zwischen den Nikols den erwähnten milchigen Glanz. Die Niederschläge sind flüssig oder können sich verflüssigen und fließen alsbald zu großen Tropfen zusammen. Hat die anhaltende Alkoholätherbehandlung zur völligen Auslaugung der Zellen geführt, so sieht man in ihnen noch Reste des zentralen Plasmastranges, kann aber durch Wasserzusatz keine Trübung mehr hervorrufen. Zusatz von Wasser bringt, wie wir bereits hörten, große ölige Tropfen und Menisken zum Ausfallen, die bei ihrem Wachstum durchaus den Eindruck leichtflüssiger Substanz machen; die beim Platzen der Zellen gelegentlich auftretenden Ejakulate (vgl. Fig. 3) sprechen allerdings für eine hohe Zähigkeit der Substanz. —

Aufschlüsse über die Ablagerungsweise bringt das Studium jugendlicher Haare, wie man sie im Frühjahr den kleinsten Blättchen der Iresinen entnehmen kann.

Die Wandbeläge sind hier noch sehr dünn und geben der Membran oft einen schwach bräunlichen Ton. Die Basis der Haarzelle ist frei von Sekret, wie es schon oben zu beschreiben war; frei ist an den jugendlichen Haaren oftmals zunächst auch noch die Spitze.

Die Auflagerung des Sekretes erfolgt nicht als zusammenhängender wandständiger Film, sondern in Form dünnster Schüppchen von wechselnden Umrissen. In dieser Lokalisation der Sekretablagerung haben wir vermutlich eine Art von Keimwirkung zu sehen. In späteren Stadien der Sekretproduktion gleichen die einzelnen Portionen des Sekretes hemisphärischen Tropfen, die der Wand anliegen; sie sind gleichmäßig über diese verteilt oder liegen in Reihen oder erscheinen zu Ketten und Bändern vereinigt. Als besonders auffallend nenne ich die Ringbildung,



die am oberen oder unteren Pol der Zelle sich bemerkbar machen kann: zwei, drei oder noch mehr wohlentwickelte Ringe sind gar nicht selten zu unterscheiden, vollständige und solche, die aus kurzstrichförmigen Ablagerungsstückchen sich zusammensetzen (vgl. Fig. 6a und b); über die Entstehungsweise und die Entstehungsbedingungen der Ringe ist zu wenig bekannt, als daß sich entscheiden ließe, ob sie entwicklungsmechanisch als Ausdruck eines autonomen Rhythmus anzusprechen sind (Liesegangsche Ringe) oder nicht. Nicht immer liegen die Ebenen der Ringsysteme senkrecht zur Längsachse des Haares (vgl. Fig. 7); namentlich dann, wenn mehrere unvollkommen ausgebildete Systeme sich zeigen, geben diese den Zellen eine wunderliche



Fig. 7.



Fig. 8.

Musterung. In den Spitzen anderer Haare fallen longitudinal verlaufende Sekretstreifen auf, die zuweilen intrazellulär wachsende Pilzhyphe vortäuschen.

Daß auch die Struktureigentümlichkeiten der Membranen Einfluß auf die Anordnung der Sekretmassen haben können, lehren diejenigen Fälle, in welchen die isolierten Sekret„tröpfchen“ schraubige Reihen oder Bänder bilden — links ansteigend, wie es der aus den häufig sichtbaren Rißlinien der Haarmembranen ersichtlichen Feinstruktur der letzteren entspricht. Davon, daß die Membran an ihrer inneren Oberfläche ein schraubig gebautes Relief besaß, ist nichts zu erkennen.

Fig. 8 zeigt ein Stück aus einem jungen Haar, dessen Wand einen schraubigen Riß bekommen hat, der sich freilich auf die Kutikula zu beschränken scheint (vgl. Küster, 1935, 509). Die Sekretschüppchen begleiten den Riß, während die Zelle im übrigen noch sekretfrei ist. Ob irgendwelche chemischen Wirkungen von der Membranwunde ausgehen, welche die Sekretbildung lokal bewirken

oder sie fördern, oder ob die lokal gesteigerte Transpiration als sekretfördernd im Spiele ist, muß dahingestellt bleiben.

In Haaren, deren Endzelle nicht (oder noch nicht?) zur Sekretbildung gekommen war, fiel mir oft die besondere Derbheit der Plasmastränge auf.

### Zusammenfassung.

1. Das Sekret, das die Sekrethaare von Iresine bilden, wird nicht nach außen abgeschieden oder durch Sprengung der Membranschichten freigegeben, sondern bleibt als wandständiger Belag dauernd im Lumen der spitzkegeligen Sekretzellen eingeschlossen.

2. Der vom Sekret gelieferte Wandbelag kann sehr mächtig werden und den lebendigen Protoplasten räumlich stark einschränken.

3. Das Sekret wird nicht als zusammenhängender, der Wand innen anliegender Film abgeschieden, sondern in Form isolierter Schüppchen oder Tröpfchen zwischen Wand und Protoplasma sichtbar. Die Ablagerung der Sekretschüppchen oder -tröpfchen erfolgt oft in rhythmischer Verteilung.

4. In dem Sekret sind zuweilen optisch anisotrope Einschlüsse wahrnehmbar. Nach Verletzung der Haare, nach starkem mechanischen Druck und Angriffen anderer Art verwandelt sich die Sekretmasse in eine feine Emulsion, die das ganze Lumen erfüllt oder die verletzte Zelle rauchfahnenähnlich verläßt. Auch in lebenden intakten Zellen kann nach Plasmolyse eine ähnliche Emulgierung sich vollziehen.

### Literatur.

- Haberlandt G. (1889): Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. 98, Abt. I, 190).
- Klein, G. (1929): Praktikum der Histochemie. Berlin.
- Küster, E. (1935): Die Pflanzenzelle. Jena.
- Möbius, M. (1897): Über Wachausscheidung im Innern von Zellen (Ber. d. D. bot. Ges. 15, 435).
- Nemnich, H. (1894): Über den anatomischen Bau der Achse und die Entwicklungsgeschichte der Gefäßbündel bei den Amarantaceen. Diss. Erlangen.
- Solereder, H. (1899): Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Stuttgart.
- (1908): Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Ergänzt.-Bd., Stuttgart.